Z. Säugetierkunde 62 (1997) 71–85

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Gebißanomalien bei nordatlantischen Phociden (Mammalia, Phocidae)

Von S. Könemann und P. J. H. van Bree

Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam, Nederland

Eingang des Ms. 09. 05. 1996
Annahme des Ms. 26. 10. 1996

Abstract

Aberrant dentitions in North Atlantic phocids (Mammalia Phocidae)

In order to compare aberrant dentitons in North Atlantic phocids, complete skulls and mandibles of 1006 specimens were examined. Among these were 305 harbour seals (*Phoca vitulina*), 31 ringed seals (*Phoca hispida*), 73 harp seals (*Phoca groenlandica*), 54 grey seals (*Halichoerus grypus*), 17 bearded seals (*Erignathus barbatus*), and 526 hooded seals (*Cystophora cristata*). For both sexes anomalies of different types were described in six categories: teeth in abnormal locations and/or positions, supernumerary teeth, 'true' absent teeth, form variations of teeth, and (apart from these) rare or exceptional dental anomalies. Because the Amsterdam collection of hooded seals mainly consisted of single mandibles (409), the frequencies of aberrations were calculated per individuals as well as per jaw quadrants. Total frequencies (anomalies of all categories per quadrants) occurred in 1.6% (*P. vitulina*), 5.6% (*P. hispida*), 6.6% (*P. groenlandica*), 8.3% (*H. grypus*), 11.8% (*E. barbatus*), and 13.2% (*C. cristata*) of all specimens respectively. These remarkable interspecific differences were accompanied by varying percentages in the single categories, so that each species showed an own, characteristical pattern of anomalies with regard to the topography and numbers of the tooth aberrations concerned.

Einleitung

Gebißanomalien bei Säugetieren gelten als normal, solange sie die Grenzwerte der jeweils arttypischen Abweichungshäufigkeiten nicht überschreiten. Zu den markantesten Abweichungen einer Zahnformel gehören überzählige Zähne (Hyperdention oder Polydontie), fehlende Zähne (Oligodontie), sowie Zähne in abnormen Stellungen oder Lagen (Stellungs- und Positionsanomalien).

Colyer (1936) fand in acht Fissipedia-Familien (N = 7162) einen durchschnittlichen Anteil überzähliger Zähne in 1,8% aller Fälle; Stellungsanomalien erreichten Werte von gemittelt 15,0%. In einer Mauswiesel-Population (*Mustela nivalis*) wurden bei 93 untersuchten Tieren sowohl poly- und oligodonte Gebisse (jeweils 6,5%) als auch Zähne in abnormen Stellungen (4,3%) und Positionen (6,5%) nachgewiesen (Neuenschwander und Lüps 1975).

Van Bree und Sinkeldam (1969) beschrieben Oligodontie bei westeuropäischen Füchsen (*Vulpes vulpes*) als den am häufigsten vertretenen Anomalietypus: von 293 examinierten Schädeln besaßen 2,8% Gebisse mit fehlenden Zähnen, wobei der M_3 mit 10,9% die höchste Frequenz erzielte.

Oft liegt bei vergleichenden Untersuchungen von Carnivoren der prozentuale Anteil von Zahn- und Gebißanomalien bei Pinnipediern vergleichsweise hoch: Colyer (1936)

gab das Vorkommen überzähliger Zähne bei Otariiden mit 5,0% und mit 7,9% bei Phociden an. Bateson (1892) beschrieb für die gleichen Gruppen polydonte Gebisse in 4,0% und 7,3% aller Fälle.

Erstaunlich für Robben ist die interspezifische Variation von Abweichungstypen und -häufigkeiten. Diese Thematik ist bisher selten in Veröffentlichungen behandelt worden. Suzuki et al. (1990) verglichen numerische Anomalien bei drei Robbenarten und fanden auffällige interspezifische Schwankungen: Der Anteil überzähliger Zähne lag zwischen 6,0% (*Phoca largha*) und 11,8% (*Phoca fasciata*), fehlende Zähne erreichten Häufigkeiten von 0,9% (*Phoca largha*) und 11,8% (*Phoca fasciata*).

Das Auftreten von Dentitionsanomalien gilt als gewöhnlich für Bart- und Ringelrobben (Stewart und Stewart 1987 a). Bei Seehunden (*Phoca vitulina*) werden Abweichungen weniger häufig wahrgenommen. Bis dato sind keine Gründe für derartig starke Schwankungen innerhalb phylogenetisch eng verwandter Pinnipediergruppen bekannt.

In dieser Studie sollen bei sechs Robbenarten Anomalien und Besonderheiten des Gebisses untersucht werden. Um einen interspezifischen Vergleich zu ermöglichen, sollen die Abweichungen, nach Kategorien getrennt, qualitativ und quantitativ beschrieben werden.

Material und Methode

Insgesamt wurden 1 006 Individuen sechs nordatlantischer Phocidenarten untersucht. Hierfür standen die Sammlungen der folgenden Institute zur Verfügung: das ‚Zoölogisch Museum Amsterdam' (ZMA), das ‚Nationaal Natuurhistorisch Museum' in Leiden (RMNH) und das ‚Natuur Museum' in Rotterdam (NMR).

Unter den examinierten Schädeln befanden sich 17 Bartrobben (*Erignathus barbatus* (Erxleben, 1777)), 31 Ringelrobben (*Phoca hispida* Schreber, 1775), 54 Kegelrobben (*Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791)), 73 Sattelrobben (*Phoca groenlandica* Erxleben, 1777), 305 Seehunde (*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758) und 526 Klappmützen (*Cystophora cristata* (Erxleben, 1777)). Von den Ringelrobben gehörten sechs Exemplare verschiedenen Unterarten an: *P. h. ochotensis* Pallas, 1811 (3), *P. h. saimensis* Nordquist, 1899 (1) und *P. h. botnica* Gmelin, 1785 (2). Diese Tiere wurden statistisch nicht gesondert erfaßt.

Die Exemplare wurden auf Stellungs- und Positionsanomalien, auf Abweichungen der Zahnform, auf überzählige Zähne und auf ‚echte' Oligodontie (alle fehlenden Zähne, die nicht traumatisch oder altersbedingt verloren wurden) untersucht (Tab. 1). Überzählige Zähne wiesen gelegentlich auch Abweichungen der Form (Reduzierung) und/oder der Postion auf. In diesen Fällen wurde lediglich die Überzähligkeit als Abweichung erfaßt.

Neben solchen markanten Anomalien traten in unterschiedlichem Maße Variationen auf, die nur geringfügige Abweichungen vom Normgebiß darstellten und aus diesem Grund statistisch nicht mitberücksichtigt worden sind. Kennzeichnend für diese (meist artspezifischen) Variationen ist ein allmählicher Übergang zwischen Norm und Extrem, wie zum Beispiel die variierende Anzahl der Postcanini-Höcker bei Sattelrobben. Solche Formvariationen werden im folgenden als ‚Trends' bezeichnet (siehe auch Burns und Fay 1970).

Die Sammlungen enthielten überwiegend vollständige Crania. Eine Ausnahme stellte die Amsterdammer Klappmützen-Sammlung dar, die überwiegend aus einzelnen Mandibeln bestand (409 von 526 Individuen). Da das Auftreten von Anomalien jedoch oft einer symmetrischen Verteilung von betroffenen Isomeren in beiden Mandibeln- und/oder Maxillarenhälften entspricht, ist die Anzahl der Abweichungen von *C. cristata*, verglichen mit Individuen, die vollständige Gebisse besitzen, unterrepräsentiert. Aus diesem Grund wurden neben den Abweichungshäufigkeiten pro Individuen auch die Anomalien pro Kieferquadranten ermittelt (Tab. 2).

Generell wurden bei Schädeln mit unvollständigen Gebissen die vorhandenen Zähne beschrieben und in die Berechnung miteinbezogen. Hierbei entspricht jedes examinierte Exemplar einem Individuum, bzw., je nach Vollständigket, einem bis vier Quadranten. Das Auftreten von Anomalien in linken und rechten Kieferhälften wurde als gleichverteilt vorausgesetzt (Lüps 1990; Stewart und Stewart 1987 a).

Tabelle 1. Anzahl der Topographie der Gebißanomalien bei sechs untersuchten Robben-Arten. PC = Postcaninus, C = Caninus, I = Incisivus, OK = Oberkiefer, UK = Unterkiefer, n. b. = Geschlecht nicht bekannt, N (in Klammern) = Anzahl Individuen. [1] = Wurzeln liegen buccal frei, [2] = Hypoplasie.

Spezies/Geschlecht			Überzählige Zähne			Fehlende Zähne			Form-anomalien			Positions-anomalien			Stellungs-anomalien			Sonstige Anomalien		
			PC	C	I	PC	C	I	PC	C	I	PC	C	I	PC	C	I	PC	C	I
Phoca vitulina [N = 305]	♀♀	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[144]	UK	–	–	–	3	–	1	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	♂♂	OK	3	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[94]	UK	1	–	–	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	n. b.	OK	–	–	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[67]	UK	1	–	–	1	–	–	1	1	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Phoca hispida [N = 34]	♀♀	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[5]	UK	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	♂♂	OK	–	–	–	4	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[8]	UK	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
	n. b.	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[21]	UK	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Phoca groenlandica [N = 73]	♀♀	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4[1]	–	–
	[30]	UK	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	♂♂	OK	2	–	–	–	–	–	2	–	–	2	–	–	2	–	–	5[1]	–	–
	[25]	UK	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	n. b.	OK	1	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[18]	UK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Erignathus barbatus [N = 17]	♀♀	OK	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[3]	UK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	♂♂	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[2]	UK	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	n. b.	OK	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[12]	UK	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Halichoerus grypus [N = 54]	♀♀	OK	2	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–
	[17]	UK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
	♂♂	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4	–	–	6	–	–	–	–	–
	[30]	UK	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	2	–	–	–	–	–
	n. b.	OK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[7]	UK	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cystophora cristata [N = 526]	♀♀	OK	3	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[305]	UK	23	–	1	11	–	–	20	–	–	–	–	–	–	–	–	1[2]	–	–
	♂♂	OK	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[205]	UK	13	–	2	5	–	–	7	–	1	1	–	1	–	–	–	–	–	–
	n. b.	OK	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	[16]	UK	–	–	–	4	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Tabelle 2. Prozentuale Anteile der verschiedenen Anomalien, jeweils bezogen auf betroffene Individuen (links) und betroffene Quadranten (rechts). Bei *Cystophora cristata* wurden Stellungsanomalien nicht anzahlmäßig erfaßt, sondern lediglich als Trend beschrieben. % total = Anteil der insgesamt betroffenen Individuen (Quadranten), PoD = Polydontie, OiD = Oligodontie, FoA = Formanomalie, PsA = Positionsanomalie, StA = Stellungsanomalie, Son. = Sonstige Anomalien. [1] = Wurzeln liegen buccal frei, [2] = Hypoplasie.

Spezies/Geschlecht		Individuen										Quadranten									
		N	N	% PoD	% OiD	% FoA	% PsA	% StA	% Son.	% total	% total	N	N	% PoD	% OiD	% FoA	% PsA	% StA	% Son.	% total	% total
	♀♀		144	0,0	1,4	0,7	0,0	0,0	0,0	2,1			542	0,0	0,7	0,2	0,0	0,0	0,0	0,9	
Phoca vitulina	♂♂	305	94	2,1	2,1	1,1	0,0	0,0	0,0	5,3	3,9	1 142	347	0,9	1,2	0,3	0,0	0,0	0,0	2,3	1,6
	n. b.		67	1,5	1,5	3,0	0,0	0,0	0,0	6,0			253	0,4	0,4	1,2	0,0	0,0	0,0	2,0	
	♀♀		5	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0			20	0,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	
Phoca hispida	♂♂	34	8	0,0	25,0	12,5	12,5	0,0	0,0	37,5	14,7	126	28	0,0	14,3	3,6	3,6	0,0	0,0	17,9	**5,6**
	n. b.		21	0,0	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0	4,8			78	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	
	♀♀		30	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	6,7[1]	10,0			119	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	2,5[1]	3,4	
Phoca groenlandica	♂♂	73	25	8,0	0,0	4,0	4,0	4,0	8,0[1]	24,0	16,4	289	100	3,0	0,0	2,0	2,0	2,0	4,0[1]	11,0	6,6
	n. b.		18	5,6	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0	16,7			70	1,4	0,0	4,3	0,0	0,0	0,0	5,7	
	♀♀		3	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	33,3			12	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,7	
Erignathus barbatus	♂♂	17	2	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	29,4	68	8	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	11,8
	n. b.		12	16,7	0,0	8,3	0,0	0,0	0,0	25,0			48	6,3	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0	10,4	
	♀♀		17	5,9	0,0	5,9	5,9	5,9	0,0	17,6			68	2,9	0,0	1,5	1,5	1,5	0,0	7,4	
Halichoerus grypus	♂♂	54	30	0,0	0,0	6,7	6,7	6,7	0,0	20,0	16,7	216	120	0,0	0,0	2,5	4,2	4,2	0,0	10,8	8,3
	n. b.		7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0			28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	♀♀		305	7,9	3,9	4,3	0,0	–	0,3[2]	14,8			354	7,3	4,0	3,7	0,0	–	0,3[2]	13,8	
Cystophora cristata	♂♂	526	205	7,8	2,4	4,4	1,0	–	0,0	13,7	14,4	652	270	6,7	1,9	3,0	0,7	–	0,0	11,5	13,2
	n. b.		16	0,0	18,8	6,3	0,0	–	0,0	18,8			28	0,0	21,4	3,6	0,0	–	0,0	21,4	

Aufgrund der ausgeprägten Homodontie bei Pinnipediern soll auf die Differenzierung der Backenzähne in Prämolaren (PM1–4) und Molaren (M1) zugunsten der Einteilung in Postcanini (PC1–5) verzichtet werden. Die Dimensionen eines Zahnes werden wie folgt beschrieben: Höhe = Abmessung von der Kronenspitze bis zum Alveolarrand; Länge = größte Abmessung anteroposteriad; Breite = größte Abmessung buccolinguad.

Ergebnisse

Phoca vitulina

Zahnformel: $I^3{}_2\ C^1{}_1\ PC^5{}_5 = 34$. PC2–5 mit zwei Wurzeln, sonst alle Zähne mit einfacher Wurzel. Trends: Die Zähne standen, vor allem bei juvenilen und subadulten Tieren, eng aufeinander, was eine mehr oder weniger starke transversale Schrägstellung der PC (meist PC2–4) verursachte. Die PC-Reihen des Oberkiefers (OK) liefen aufgrund der engen Stellung posteroanteriad nach innen, so daß die PC^1 linguad dicht auf den Canini lagen. Als weitere Folge der Enge schienen die Incisiven des Unterkiefers (UK) mehr übereinander (dorsoventral) als nebeneinander zu stehen. Die besonderen Stellungs- und Positionsmerkmale der PC ergaben eine beinahe lückenlose Okklusion. Bei adulten Individuen konnten oft einseitige Abnutzungserscheinungen der PC-Nebenhöcker beobachtet werden, die durch die apikalen Zacken des Opponenten verursacht worden waren.

Anomalien: Es wurden überzählige Zähne, fehlende Zähne und Formanomalien von Zähnen festgestellt. Positions- und Stellungsanomalien kamen (außer bei überzähligen Zähnen) nicht vor. Auffällig war, daß keiner der 144 weiblichen Schädel ein polydontes

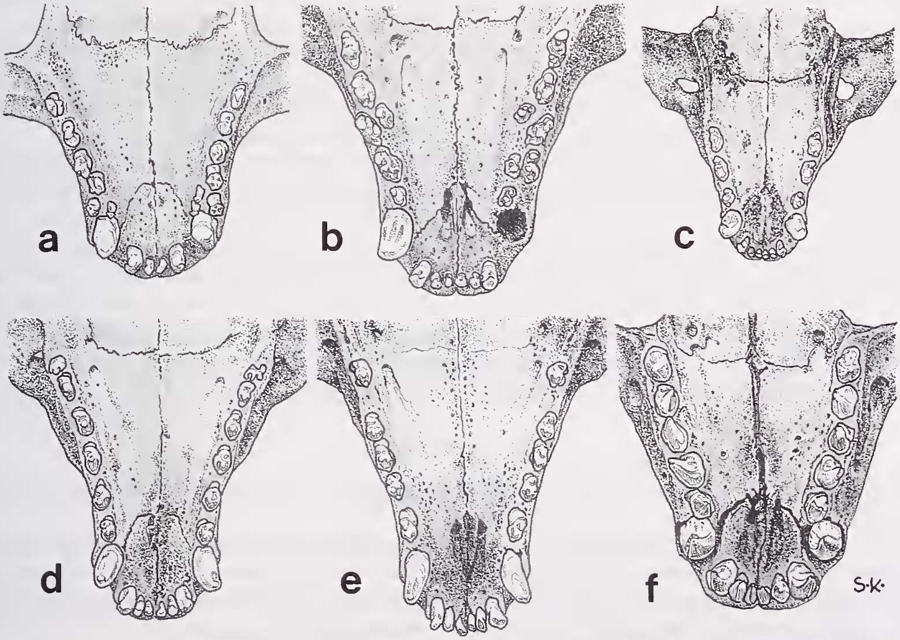


Abb 1. a: 3 überzählige, leicht reduzierte PC^1 bei *Cystophora cristata* (ZMA 18060); b: 3 überzählige PC bei *Phoca vitulina* (ZMA 23724); c: beidseitig abwesende PC^{4-5} bei *Phoca h. hispida* (ZMA 17184); d: *Phoca groenlandica* (ZMA 20333) mit 2 überzähligen PC in Position PC^6; e: Positionsanomalie (PC^5 extrem distal) und Stellungsanomalie (PC^1 anteroposteriad geneigt) bei *Phoca groenlandica* (ZMA 20410); f: *Halichoerus grypus* (ZMA 5851) mit Stellungsanomalie (PC^2 buccad verdreht).

Gebiß aufwies. Polydontie trat ausschließlich in Form nicht-reduzierter PC auf, die, lingual oder buccal, außerhalb der normalen Zahnreihe im Bereich der PC2–4 wuchsen (Abb. 1 b). Ihre Anzahl pro Gebiß variierte von einem bis 3 PC.

Von Oligodontie betroffen waren 9 Mandibeln, in denen 8 PC_1, 1 PC_2 und 1 Incisivus nicht ausgebildet waren.

Formanomalien konnten bei allen Zahntypen festgestellt werden: I_{1-2} in Längsrichtung miteinander verwachsen (ZMA 24928); linker I_{1-2} etwa 1,8mal größer als rechter I_{1-2} (ZMA 19648); PC^1 vergrößert, ähnelt Caninus (ZMA 12647). Die auffälligste Formabweichung eines adulten Individuums unbekannten Geschlechts (RMNH, Cat. Jentink p. 120 d) bestand aus insgesamt acht Zähnen, die als nicht rekonstruierbare Bruchstücke in Scherben- und Nadelform aus den Zahnreihen ragten (OK links: PC^{1-2}, C^1; UK links: PC_{1-2}, C_1, I_{1-2}). Maxillare und Mandibel waren auf dieser linken Seite stark erodiert und verformt, die I^{1-2} und der PC^3 fehlten (keine Absenz). Der unzersplitterte PC_3 der linken Kieferhälfte war, möglicherweise aufgrund der Absenz eines Antagonisten, abnorm erhöht. Es konnte nicht ausgeschlossen werden, daß diese untypische Abweichung traumatischen Ursprungs war. Hierfür sprach vor allem, daß zwei gleichgroße, opponierende Bereiche von OK und UK betroffen waren. Ein derartiges Trauma könnte zum Beispiel durch einen kräftigen Biß auf einen harten Gegenstand entstanden sein. Die Tatsache, daß die einzelnen Bruchstücke ‚wie gewachsen' nebeneinanderstanden, lieferte jedoch einen begründeten Hinweis für eine angeborene Abweichung. Bei einer Verletzung wäre eher der Verlust der Abbrüche und ein persisterendes Kernstück zu erwarten gewesen.

Phoca hispida

Zahnformel: $I^3{}_2\ C^1{}_1\ PC^5{}_5 = 34$. I, C und PC1 mit einfacher Wurzel, PC2–5 mit zwei Wurzeln.

Trends: Die Nebenhöcker der PC2–5 waren, verglichen mit *P. vitulina*, relativ lang und spitz. Ihre Anzahl (2 bis 4) variierte ebenso auffällig wie ihre Position auf der Krone, so daß sich als Extremfälle 1 zweizackiger PC mit mesialem apikalen Höcker und 1 PC mit drei lateralen und einem zentralen apikalen Höcker gegenüberstanden.

Anomalien: Bei den examinierten Ringelrobben konnten in keinem Fall überzählige Zähne festgestellt werden. Die häufigste Abweichung bestand aus 9 fehlenden PC in beiden Kiefern bei *P. h. hispida*. Jeweils betroffen waren: 1 PC_1 und die PC^{4-5} in beiden Kieferhälften bei einem juvenilen ♀ (ZMA 17184, Abb. 1 c); die PC_{4-5} der linken Seite (ZMA 24384, ♀); de PC_5 auf beiden Seiten bei 2 Individuen (ZMA 24926, ♂; RMNH, Cat. Jentink 1887). Ebenfalls bei *P. h. hispida* wurde eine Lageanomalie des rechten I_1 gefunden, der dorsal über dem I_2 stand (siehe auch Lönnberg 1922; Wyss 1994; Burns und Fay 1970). Eine 1995 in Spanien (!) gestrandete Ringelrobbe (ZMA 25003, vermutlich *P. h. botnica*) besaß zwei C^1, die apikal gespalten waren (Abb. 2 a).

Phoca groenlandica

Zahnformel: $I^3{}_2\ C^1{}_1\ PC^5{}_5 = 34$. PC2–5 mit zwei Wurzeln, alle übrigen Zähne mit einfacher Wurzel.

Trends: Wie bei *P. hispida* variierten Anzahl und Form der Nebenhöcker bei den PC2–5. Es war schwierig zu entscheiden, welche Formvariante die Norm darstellte: zweizackige PC (apikaler Höcker mit einem Nebenhöcker) schienen ebenso häufig vorzukommen wie dreizackige. In einigen wenigen Fällen wurden vierzackige PC gefunden.

Anders als bei *P. vitulina* standen die PC weiträumiger, mit kleinen Zwischenabständen – die Kiefer waren verhältnismäßig langgestreckt. Hierdurch ergab sich eine Okklusion mit entsprechend größeren Lücken. Die Zahnreihen der Maxillaren waren schmaler und stärker aufgefaltet als bei den beiden anderen untersuchten *Phoca*-Arten. Ein weiteres Charakteristikum des Gebisses waren die kräftig entwickelten I^3.

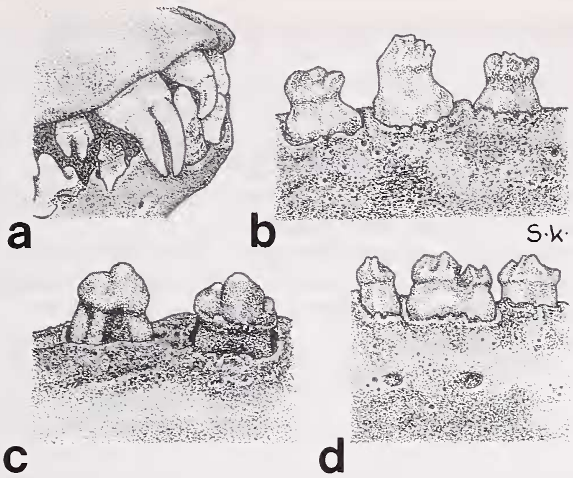


Abb. 2. a: Gespaltener C^1 (vermutlich *Phoca h. botnica*, ZMA 25003); b: Verdickung der Wurzeln und Kronenvariation bei *Cystophora cristata* (beides mäßig ausgeprägt und nicht als Abweichungen registriert); c: PC^5 mit dreifacher Wurzel bei *Phoca groenlandica* (ZMA 19491); d: Formanomalie des PC_2 bei *Cystophora cristata* (ZMA 18109/200).

Anomalien: Keines der examinierten Gebisse hatte fehlende Zähne. Ansonsten konnten Abweichungen aller Kategorien festgestellt werden, die jedoch geschlechtsspezifisch ungleich verteilt waren. Der leicht erhöhte PC_1 eines ♀ (ZMA 20299) hatte einen mesialen apikalen Höcker mit 3 deutlich entwickelten Nebenzacken, die eine Vergrößerung des Kronenbereichs bewirkten. Ebenfalls vierzackig bei ansonsten normaler Form und Größe waren die PC_1 eines ♂ (ZMA 20412). Im OK desselben Individuums fanden sich zwei abnorm große dreizackige PC^1. In einem weiteren Fall (RMNH, Cat. g) wurde ein vergrößerter vierzackiger PC^1 gefunden. Bei einem Exemplar unbekannten Geschlechts wurden als Formvariationen zwei PC^5 mit einer dritten Wurzel festgestellt (ZMA 19491). Diese zusätzliche Wurzel war über ihre gesamte Längsachse mit der Nachbarwurzel verwachsen (Abb. 2 c).

Polydontie betraf insgesamt 4 PC, die in drei Fällen als reduzierte PC6 den Verlauf der Zahnreihe fortsetzten (Abb. 1 d). Als Einzelfall (ZMA 20334, ♂) trat ein doppelt angelegter PC_1 auf.

Neben solchen allgemein vorkommenden Abweichungen lagen bei vier Maxillaria die PC zum Teil buccal im Wurzelbereich frei. Diese offenen Alveolen kamen in drei Fällen beidseitig vor (ZMA 20366, 20408 und 25004). Betroffen waren aussschließlich die distalen PC des OK (PC^{4-5} oder PC^5).

Erignathus barbatus

Zahnformel: $I^3_2\ C^1_1\ PC^5_5 = 34$. Wurzeln wie bei den *Phoca*-Arten.

Trends: Die untersuchten Bartrobben besaßen auffällig kleine Canini. Die PC standen weiträumig in den Zahnreihen, wodurch sich eine lückenhafte Okkluson ergab. Durch die lockere Verwurzelung in den Alveolen war in 7 von 17 Fällen mehr als die Hälfte aller 34 Zähne verlorengegangen. Alle sieben Schädel stammten von adulten Tieren mit Condylobasal-Längen zwischen 21,5 und 22,4 cm. Zwei Individuen hatten ihr komplettes Gebiß verloren. Die Kiefer adulter Tiere zeigten oft altersbedingte Auflösungserscheinungen (Osteoporose), die den außergewöhnlich häufigen Zahnverlust zu fördern schienen (siehe auch King 1991). Gegenüber den drei *Phoca*-Arten war die Abnutzung der Zähne extre-

mer ausgeprägt: bei drei Individuen waren alle vorhandenen Zähne bis auf rudimentäre Stummel abgenutzt.

Anomalien: 4 Individuen hatten überzählige Zähne (5 PC im OK, 1 I im UK). In zwei Fällen war aufgrund der starken Abnutzungserscheinungen keine Rekonstruktion der Zahntypen oder -formen möglich. Alle überzähligen PC waren in den Verlauf der Zahnreihe integriert. Der überzählige linke PC^3 eines ♀ stand bei unverminderter Größe schräg zur Kieferlängsrichtung (ZMA 20343). Ein ♂ besaß einen überzähligen Incisivus dorsal über dem rechten I_1 stehend (ZMA 24695).

Es wurde nur eine einzelne Formabweichung bei einem adulten Tier unbekannten Geschlechts gefunden (RMNH, Cat. a): hier waren beide C_1 abnorm klein mit einer kronenähnlichen Verdickung im okklusalen Bereich.

Halichoerus grypus

Zahnformel: $I^3{}_2$ $C^1{}_1$ $PC^5{}_5 = 34$. PC5 mit zwei Wurzeln, alle übrigen Zähne mit einfachen Wurzeln.

Trends: Alle Zähne waren vergleichsweise groß und kräftig entwickelt. Die Nebenhökker der okklusal spitz zulaufenden PC waren in der Regel stark bis völlig reduziert. Diese Reduktion betraf die Mandibeln in geringerem Maße als die Maxillaria: besonders bei den PC_{4-5} wurden oft kleine, aber deutlich entwickelte laterale Zacken festgestellt. Bedingt durch die Reduzierung der Nebenhöcker tendieren Kegelrobben stärker als die übrigen hier beschriebenen Arten zu einem homodonten Gebiß. In diesen Trend paßte auch die bemerkenswerte Größe der OK-Incisiven, insbesondere der I^3, die unwesentlich kleiner als die benachbarten Canini waren.

Trotz der langgestreckten Kiefer wuchsen die Zähne in dichter Staffelung. Ausgenommen hiervon war der PC^5, der häufig distal relativ distanziert zu finden war. Die 4 UK-Incisiven standen aufgrund der engen Stellung tendenziell eher (dorsoventral) übereinander als nebeneinander. Offensichtlich wurde die räumliche Enge u. a. durch die voluminösen Wurzeln der PC bewirkt. Die einfachen Wurzeln der PC1–4 schienen jeweils aus einer verwachsenen, ursprünglich doppelten Wurzel entstanden zu sein. Diese Vermutung ließ sich durch die Tatsache stützen, daß die Wurzeln longitudinal eine nahtartige Furche aufwiesen, die vor allem bei den PC3–4 deutlich entwickelt war.

Anomalien: Es konnten bei 54 Exemplaren keine fehlenden Zähne festgestellt werden. Polydontie trat nur in einem Fall auf: ein neugeborenes ♀ besaß stummelartig reduzierte PC^6 im regulären Verlauf der Zahnreihen (ZMA 20733). Bei drei Individuen wurden die folgenden Formanomalien gefunden: ein abnorm vergrößerter I^3 (ZMA 14293, ♂); ein adultes ♂ (NMR ohne Nr.) mit reduziertem I^2 (Höhe: 3 mm) und abnorm vergrößertem PC_3 (beide links bei ansonsten extrem geschwollenem UK); ein juveniles ♀ (ZMA 19292) mit einem I^2, der im okklusalen Bereich die Anlage eines Höckers erkennen ließ (bei ansonsten pathologisch erodierten Kiefern).

Bemerkenswert häufig wurden Stellungs- und Positionsanomalien konstatiert. In allen Fällen schienen die Abweichungen auf die enge Zahnstellung zurückzuführen zu sein. Zähne in abnormen Stellungen waren ausschließlich PC (9), die durch die gegenseitige räumliche Behinderung zu einer Drehung in ihren Alveolen gezwungen worden waren. Diese PC standen entweder, im Falle der PC_4, quer zur Längsrichtung der Zahnreihe (beide PC_4 bei ZMA 10905) oder, bei den PC^{1-2}, gegeneinander versetzt (ZMA 2744, 5851 und 10905; Abb. 1 f), so daß ihre Kronenspitzen entweder zur buccalen oder zur lingualen Seite geneigt waren (normalerweise waren die Spitzen der leicht gekrümmten PC linguad gerichtet).

Zu den Positionsanomalien gehörten ein I_2, der ventral unter dem benachbarten I_1 stand (ZMA 5851), sowie 5 PC, die buccal (1 PC^2) oder lingual (4 PC1) außerhalb der Zahnreihe wuchsen (ZMA 15986; NMR ohne Nr.). Die Gebisse einiger adulter Tiere

zeigten außergewöhnliche, einseitige Verschleißerscheinungen: bei relativ gut erhaltenen PC waren die Incisiven bis auf das Zahnfleisch abgenutzt. Die Incisiven des OK waren hiervon relativ stärker betroffen.

Cystophora cristata

Zahnformel: $I^2{}_1$ $C^1{}_1$ $PC^5{}_5 = 30$. Alle Zähne mit einfacher Wurzel.

Trends: Die Crania der examinierten Klappmützenschädel besaßen als charakteristisches Merkmal unterproportional verkürzte Schnauzen. In den Mandibeln betrug die Länge der Zahnreihen nur etwa $^2/_3$ der dorsalen (horizontalen) Kieferlänge, wodurch das Gebiß rostrad verschoben wirkte. Einzelne PC der Mandibeln standen häufig quer zur Kieferlängsrichtung. Die beiden Incisivi des UK waren vergleichsweise klein und verkümmert. Im Gegensatz dazu wirkten die I^2 des OK, die beinahe die Größe der Canini erreichten, wie Zähne eines anderen Typus.

Die Morphologie der PC wurde durch flache, distinkt geformte Kronen bestimmt, die unterschiedlich hoch und/oder breit entwickelt sein konnten (Abb. 2 b). Apikale und laterale Höcker waren mehr oder weniger stark reduziert – die Kronen wiesen in vielen Fällen eine radial verlaufende Furchung auf, die sich okklusal konisch zuspitzte. Insgesamt ergab sich hierdurch der Eindruck eines relativ homodonten Gebisses. Die Neigungswinkel der PC zur Horizontalebene des UK variierten tendenziell, was zu einer außerordentlich lückenhaften Okklusion beitrug.

Obwohl die Backenzähne nicht überdurchschnittlich eng aufeinanderfolgten, konnte bei adulten Exemplaren vielfach eine dichte Zahnstellung beobachtet werden. Diese enge Stellung war eindeutig sekundär durch übermäßige Ablagerungen im Wurzelbereich entstanden: die Wurzeln nahmen mit dem Alter an Umfang zu, bis sie zusammenstießen. Nach F. D. Kapel in Duguy und Robineau (1992) handelt es sich hierbei um Zementablagerungen. Verglichen mit den PC subadulter Individuen wirkten die PC ausgewachsener Tiere im Wurzelbereich wie aufgepumpt (Abb. 2 b). Die PC5 und gelegentlich auch die PC4 besaßen in einigen Fällen eine doppelte Wurzel. Allgemein war bei diesen beiden letzten PC das Verwachsen einer doppelten zu einer einfachen Wurzel schwächer ausgeprägt als bei den PC2–3.

Anomalien: Die beschriebenen Klappmützenschädel wiesen Abweichungen in allen Kategorien auf. Stellungsanomalien wurden jedoch aus den eingangs erwähnten Gründen nicht registriert. Überzählige Zähne (45 PC und 3 I) erschienen häufig als reduzierte PC1 in lingualen oder buccalen Lagen (Abb. 1 a). Bei einem ♂ standen 3 extrem reduzierte PC^1 (∅: 2 mm) buccal dicht an dem normal entwickelten PC^1 (ZMA 18061). Überzählige PC konnten jedoch auch als geringfügig reduzierte oder normalgroße Zahntypen sowohl lateral außerhalb als auch innerhalb der Zahnreihen auftreten. Ein UK wies eine abnorme Vergrößerung eines überzähligen I_1 auf, von der auch der ‚normale' I_1 betroffen war (ZMA 18109/19, ♂). Bei zwei weiteren UK besaßen die überzähligen Incisiven normale Abmessungen.

Insgesamt wurden 25 fehlende PC registriert. Die Anzahl der nicht angelegten Zähne eines Gebisses betrug maximal 4 PC (ZMA 18083), wobei pro Quadrant nie mehr als 1 PC fehlte. In den meisten Fällen war der Typus (PC2–5) nicht rekonstruierbar, weil die vorhandenen 4 PC lückenlos aneinander anschlossen. Selbst bei fehlendem PC_1 folgte der PC_2 unmittelbar auf den Caninus. Der UK eines ♀ wies eine Lücke zwischen dem PC_3 und dem PC_5 auf. Die Zahnreihe war in diesem Bereich glatt verwachsen, was auf einen fehlenden PC_4 schließen ließ (ZMA 18098). Bei 4 Exemplaren mit fehlenden PC war jeweils einer der übrigen PC desselben Quadranten überlang. Die Länge dieser Backenzähne entsprach etwa der zweier einzelner PC: möglicherweise sind hier während der Odontogenese zwei benachbarte Zahnkeime miteinander fusioniert. Überlange PC traten jedoch auch bei einem vollständigen und 3 polydonten Gebissen auf (ZMA 18109/164, 18109/179, 18109/311 und 18081).

Als weitere Formabweichungen wurden 2 abnorm kleine PC, 6 PC mit überdimensionalen oder fehlenden Kronen und 1 hypoplastischer PC_5 gefunden. In sechs Fällen besaß der PC_2 die Form eines PC_1. Zwei dieser PC_1-Typen waren überzählige Zähne (hier standen also drei PC_1 zwischen Caninus und PC_3). Bei zwei UK bestand der PC_5 aus 2 separaten Einzelzähnen halber PC-Länge (ZMA 18573/19 und 18573/6). Als Einzelfall unter den Formvariationen wurde ein normalgroßer PC_2 eines ♀ gefunden, der in Längsrichtung mit einem PC halber Normlänge verwachsen war (ZMA 18109/200, Abb. 2c).

Die beiden Zähne in abnormen Positionen lateral außerhalb der Zahnreihe, ein Incisivus und ein PC, gehörten zu Gebissen ohne numerische Abweichungen (ZMA 16449 und 18109/95).

In einem einzelnen Quadranten wurden maximal 5 Zähne mit Anomalien festgestellt (ZMA 18573/49, ♀). Ein anderer UK war von 3 verschiedenen Abweichungstypen betroffen: er besaß einen überzähligen PC_1, einen überlangen PC_3 und einen fehlenden PC (ZMA 18109/179, ♀).

Abweichungen pro Individuen

Faßt man die einzelnen Abweichungskategorien als potentielle Anomalien eines individuellen Gebisses zusammen, so zeigen die ermittelten Gesamthäufigkeiten erhebliche artspezifische Unterschiede (Tab. 2). Hierbei stehen sich Seehunde (3,9%) und Bartrobben (29,4%) als Extreme eines mittleren Bereichs mit annähernd gleichen Häufigkeiten (14,4–16,7%) gegenüber. Selbstverständlich hängen diese Werte entscheidend von den Definitionen der einzelnen Kategorien ab. Klappmützen hätten zum Beispiel eine höhere Gesamtabweichungsfrequenz, wenn ihre Stellungsanomalien nicht als Trend, sondern prozentual erfaßt worden wären. Entsprechend geringer würde die Gesamthäufigkeit der Sattelrobben ausfallen, falls freiliegende Wurzeln oder vierzackige PC1 als unerhebliche morphologische Variationen außer Betracht blieben.

Abweichungen pro Quadranten

Die prozentuale Berechnung von abnormen Kieferquadranten hat in Anbetracht der zum Teil unvollständigen Sammlungen in erster Linie die Aufgabe, die Abweichungshäufigkeiten der Klappmützen-Gebisse zu relativieren (Tab. 2). Als Folge erhalten nicht Bartrobben, sondern Klappmützen die höchste Gesamthäufigkeit, was einer vergleichenden Darstellung der Befunde am ehesten gerecht wird. Unter den übrigen Arten bleiben die Relationen der Häufigkeiten im großen und ganzen gleich.

Eine Veränderung der Werte, wie etwa die vergleichsweise leicht erhöhten Gesamthäufigkeiten der Kegelrobben oder die extremen geschlechtsspezifischen Relationen bei Ringel- und Sattelrobben, wird in erster Linie durch die geringe Anzahl der Objekte verursacht: hier kann ein einzelner Schädel mit fehlenden Mandibeln bereits eine erhebliche Verschiebung der Relationen bewirken. Aus dem gleichen Grund verschwindet bei der Quadrantendarstellung das ‚Mittelfeld' mit einer mehr oder weniger homogenen Häufigkeitsverteilung.

Interspezifsche Schwankungen

Auch wenn man die Abweichungstypen einzeln betrachtet, fällt eine ungleiche Verteilung der Häufigkeiten auf. Für jede Art existiert ein eigenes, charakteristisches ‚Abweichungsmuster', durch das sie sich von den anderen Arten unterscheidet (Tab. 1, 2):

Bei *Phoca vitulina* traten keine topographischen Anomalien auf. Gebißabweichungen kamen bei ♂♂ mehr als doppelt so häufig vor wie bei ♀♀.

Ringelrobben-♂♂ waren ebenfalls wesentlich häufiger von Anomalien betroffen als ♀♀. Es konnten keine überzähligen Zähne und Stellungsanomalien registriert werden.

Fehlende Zähne scheinen bei *P. hispida* vergleichsweise häufig vorzukommen. Allerdings dürften die zum Teil extremen Werte in den Einzelkategorien (wie auch bei den Bartrobben) auf der geringen Probenanzahl beruhen.

Mit 3,4% Gesamthäufigkeit bei den ♀♀ gegenüber 11,0% bei den ♂♂ wiesen die Sattelrobben als dritte *Phoca*-Art eine ausgeprägt ungleiche geschlechtsspezifische Verteilung auf. Weibliche Tiere besaßen weder numerische noch topographische Anomalien: von den fünf Standardabweichungen war hier lediglich eine Kategorie vertreten (1 abnorm geformter PC).

Bis auf zwei Ausnahmen (1 überzähliger und 1 abnormer PC im UK) traten alle Anomalien im OK auf. Die nur bei *P. groenlandica* wahrgenommenen lateral freiliegenden Wurzeln einiger PC können sicherlich als arttypische Abweichung betrachtet werden, die auf die charakteristische Morphologie der dünnen, aufgefalteten Zahnreihen zurückzuführen ist. Da immerhin 4 von insgesamt 73 Individuen hiervon betroffen waren, wurden die art- und geschlechtsbezogenen Gesamthäufigkeiten durch diesen Abweichungstypus entscheidend erhöht.

Stewart und Stewart (1987 a), die 2267 Mandibeln nordwestatlantischer Sattelrobben untersuchten, stellten in drei Abweichungskategorien keine signifikanten Häufigkeitsunterschiede zwischen den Geschlechtern fest. Sie fanden 1,7% überzählige Zähne, 0,5% fehlende Zähne und 0,6% Formabweichungen. Es ist wenig wahrscheinlich, daß die abweichenden Ergebnisse dieser Studie auf geographische Variationen bei Sattelrobben zurückzuführen sind. Daher muß hieraus geschlußfolgert werden, daß diesbezügliche Untersuchungen mit einem Probenumfang von N < 150 nur unter Vorbehalt interpretierbar sind.

Dieser Vorbehalt gilt auch für die untersuchten Bartrobben (N = 17). Die beschriebenen Schädel scheinen eine Neigung zu überzähligen Zähnen anzudeuten. Stewart und Stewart (1987 a) erwähnen, daß Dentitionsanomalien, insbesondere überzählige PC und fehlende Incisivi, bei *Erignathus barbatus* relativ häufig auftreten.

Auffällig für Kegelrobben war das Vorkommen von topographischen Anomalien. Oligodontie konnte in keinem Fall festgestellt werden. Die geschlechtsbezogenen Häufigkeiten waren annähernd gleichverteilt.

Bei Klappmützen fanden sich Abweichungen aller Kategorien (wenn man die tendenziell auftretenden Stellungsvariationen mitberücksichtigt), von der ♀♀ und ♂♂ gleichermaßen betroffen waren. Besonders häufig konnten überzählige Zähne (in den UK) gefunden werden. Der Trend zu abnormen Zahnstellungen schien hauptsächlich mit dem überproportionalen Wachstum der Wurzeln zusammenzuhängen. Dieses ‚sekundäre Dickenwachstum' der Wurzeln wird nicht von einem gleichstarken Wachstum der Mandibeln begleitet (siehe Keil 1966). Folglich stoßen die PC ab einem bestimmten Alter im Wurzelbereich zusammen, was wiederum die Neigung oder Verschiebung einzelner Zähne zur Folge haben kann. Daß das Volumenwachstum des Kiefers in der Lage ist, mit zunehmenden Alter eine enge Zahnstellung auszugleichen, konnte bei allen anderen untersuchten Arten, vor allem jedoch bei *P. vitulina*, beobachtet werden (siehe auch Ooë und Esaka 1981).

Diskussion

Als mögliche Ursachen für die markanten interspezifischen Schwankungen können zum Teil sicherlich die jeweils arteigenen Besonderheiten der Schädelmorphologie in Betracht gezogen werden. So unterscheidet sich die Spezies mit den meisten Abweichungstypen und der höchsten Gesamthäufigkeit, *C. cristata*, im proportionalen Aufbau des Schädels auffällig von den anderen fünf Arten: den langgestreckten, kräftigen Mandibeln und seinen rostrad verschobenen Zahnreihen steht ein Oberschädel mit bemerkenswert kurzem Oberkiefer gegenüber – die Schnauze ist unterproportional verkürzt. Die besondere Form

der Mandibeln erklärt sich aus dem charakteristischen Aufbau der Schädelbasis, wo dem verkürzten Rostrum breite, ausladend geschwungene Jochbögen und ein kräftg entwickeltes Hinterhauptsgelenk folgen. Um in die Gelenkgrube zu passen, müssen die Mandibeln entsprechend langgestreckt sein, während eine opponente Zahnstellung eine Verschiebung des Gebisses in den rostralen Bereich erforderlich macht. Es liegt auf der Hand, daß eine neotene Verkürzung des Schädels, wie sie bei *C. cristata* möglicherweise vorliegt, eine tiefgreifende Veränderung der Gebißanlage impliziert.

Ein weiterer Faktor, der den Aufbau eines Gebisses mitgestaltet, ergibt sich aus dem jeweiligen Selektionsdruck auf die Funktionalität der Zähne. Um schnelle, wendige Beute fangen zu können, ist das Greif- und Fixiervermögen des Gebisses von entscheidender Wichtigkeit (Loughlin 1982). Spitze und gezackte Zähne sind daher typisch für Fischfresser. Das tendenziell homodonte Gebiß der Klappmützen mit seinen verhältnismäßig stumpfen PC eignet sich besonders zum Zerkleinem von Crustaceen und Mollusken. Von *E. barbatus* ist bekannt, daß adulte Tiere trotz völlig abgenutzter oder komplett ausgefallener Zähne in der Lage sind, sich mit einer ihrem Lebensunterhalt genügenden Nahrungsmenge zu versorgen (Mohr 1952: Ridgway und Harrison 1981). Der selektive Druck auf ein funktionelles Gebiß ist in diesem Fall offensichtlich gering. Lönnberg (1922) stellte fest, daß *Phoca hispida botnica* allgemein robustere und dickere Zähne besitzt als seine arktischen Verwandten (*P. h. hispida*). Er nahm an, daß die Entwicklung eines qualitativ besseren Gebisses bei bottnischen Ringelrobben durch einen stärkeren selektiven Stimulus erfolgt.

Weder morphologische noch ethologische Besonderheiten scheinen allerdings das vergleichsweise außerordentlich geringe Vorkommen von Anomalien bei *P. vitulina* erklären zu können. Möglicherweise ist die Abweichungsfrequenz in diesem Fall mit dem Verbreitungsgebiet der Seehunde korreliert:

P. vitulina hat von den sechs untersuchten Arten das südlichste Verbreitungsgebiet. Die durchschnittlich höhere Umgebungstemperatur könnte sich im Hinblick auf Gebißabweichungen günstiger auf die Ontogenese der Seehunde auswirken. Newell (1949) nimmt an, daß niedrige Temperaturen eine Retardation der somatischen Entwicklung begünstigen. Das fötale Wachstum scheint bei arktischen Robben entscheidend von der Speckschicht des schwangeren ♀ abzuhängen (Stewart und Stewart 1989). Diese Isolierschicht muß bei einer Körpertemperatur von 37 °C und Außentemperaturen um –30 °C einem Temperaturgefälle von fast 70 °C standhalten können. Der Aufbau und die Dicke dieser Schicht ist wiederum abhängig von diversen Umgebungsfaktoren (Nahrungsangebot, Eisdicke, Wetterverhältnisse, etc.).

Für adulte Robben sind periodische, saisonale Schwankungen des Zahnwachstums bekannt, wobei die Stärke der Dentinablagerungen direkt vom Nahrungsangebot abzuhängen scheint (Keil 1966). Bei morphologischen Messungen an Sattelrobbenjungen in den Jahren 1982 und 1984 stellten Stewart und Stewart (1987 b) fest, daß die Zähne schon bei Juvenilen unterschiedlich groß entwickelt sein können. Es ist vorstellbar, daß ökologische Faktoren nicht nur das Zahnwachstum beeinflussen, sondern bereits während der Odontogenese eine prägende Rolle spielen.

Es gibt bei Robben jedoch nicht nur Hinweise für retardierte, sondern auch für akzelerierte Ontogeneseabläufe: der frühe Gebißwechsel, der gewöhnlich intrauterin erfolgt, ist ebenso ein Anzeichen für einen beschleunigten Entwicklungsablauf wie die Verkürzung der Laktationsphase (Wyss 1994; Slaughter et al. 1974).

Wahrscheinlich unterscheiden sich derartige heterochrone Mechanismen interspezifisch in kleinen, aber wichtigen Details. Das kann zum einen bedeuten, daß Art A stärker von einer heterochronen Entwicklung betroffen ist als Art B. Zum anderen können artspezifisch jeweils unterschiedliche Bereiche einer Entwicklungsverschiebung unterliegen, so daß etwa ein relativ schnelleres Wachstum der Maxillaria gegenüber den Mandibeln stattfindet. In einem solchen Fall wäre eine unterschiedliche Abweichungsverteilung in

den Kieferhälften zu erwarten, wie es bei *P. groenlandica* der Fall ist (SUZUKI et al. 1990; WOLSAN 1984).

Das Verbreitungsgebiet der Kegelrobben stimmt (bis auf die westatlantischen Areale) annähernd mit dem der Seehunde überein. Da sowohl die Gesamthäufigkeiten als auch die betroffenen Einzelkategorien beider Arten stark voneinander abweichen, wird deutlich, daß die Umgebungstemperatur keine absolute, sondern eine mögliche Komponente im Zusammenspiel verschiedener Einflußfaktoren darstellt.

Als weitere auslösende Faktoren bei der Spaltung eines Zahnkeims – und damit bei der Entwicklung eines überzähligen Zahns – werden zum Beispiel Infektionen oder Mangelerscheinungen (Vitamin A) vermutet (WOLSAN 1984). Über den Einfluß physiologischer Faktoren (Zeitpunkt und/oder Dauer von Östrus, Tragzeit, Laktation etc.) auf die Zahnentwicklung ist bislang noch wenig bekannt. Auch dürfte in diesem Zusammenhang interessant sein, inwieweit die verschiedenen Toxikanten, die in Geweben und Organen von Robben nachgewiesen worden sind, den Ablauf der Odontogenese beeinflussen (DUGUY und ROBINEAU 1992).

Es existiert eine beträchtliche Anzahl von Hypothesen und Entstehungsmodellen, die sich dem Auftreten überzähliger Zähne bei Robben widmen (SAHLERTZ 1898; LÖNNBERG 1922; MOHR 1952; STEWART und STEWART 1987b; SUZUKI et al. 1990). Oft wird suggeriert, daß die Morphologie der Robben als eine evolutionäre Momentaufnahme aufzufassen ist, deren weiterentwickelte Form den Walen ähneln könnte. Man stellt sich in diesem Fall eine allmähliche Verlängerung des Rostrums vor, die von einer zunehmenden Poly- und Homodontie des Gebisses begleitet wird (MOHR 1982).

FUJITA, zitiert in SUZUKI et al. (1990), vermutet, daß überzählige Zähne bevorzugt in den freien Zwischenräumen aufeinanderfolgender Zahnkeime entstehen: der zusätzliche Keim benötigt für seine Morphogenese einen genügend großen Freiraum. Ein akzeleriertes Längenwachstum der Kiefer und der Zahnreihen, das solche Zwischenräume entstehen läßt, könnte demzufolge mit dem symmetrischen Auftreten überzähliger Zähne korreliert sein (siehe auch LÖNNBERG 1922).

In der Literatur wird oft erwähnt, daß überzählige Zähne bei Robben häufiger auftreten als fehlende (COLYER 1936; KEIL 1966). Falls die phylogenetische Entwicklung der Pinnipedia tatsächlich parallel mit der Phylogenese der Wale verläuft, wäre in der Tat ein relativ höherer Anteil überzähliger Zähne gegenüber den übrigen Abweichungstypen zu erwarten.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung liefern – für die derzeitige Entwicklungsphase der Pinnipedia – diesbezüglich keinerlei stichhaltige Hinweise (wenn man *E. barbatus* außer Betracht läßt). Bei *P. vitulina* und *P. hispida* überwiegt der Anteil abwesender Zähne, was theoretisch auf eine Reduktion des Gebisses hindeutet.

Lediglich das Abweichungsprofil von *P. groenlandica* würde mit der Hypothese übereinstimmen: es konnten keine fehlenden Zähne gefunden werden und bis auf eine Ausnahme waren alle überzähligen Zähne als terminale PC6 in den Verlauf der Zahnreihen integriert.

Zwar gilt dieser Sachverhalt auch für *H. grypus*, doch stellen die 2 überzähligen PC einer einzelnen Kegelrobbe von insgesamt 54 untersuchten Schädeln eine etwas dürftige Grundlage für Spekulationen dar. Eine weitere Art mit einem hohen Anteil überzähliger Zähne, *C. cristata*, besitzt merkwürdigerweise ein ausgesprochen kurzes Rostrum. Diese Verkürzung scheint auf eine neotene Retardation hinzudeuten, wodurch das Cranium ein juveniles Erscheinungsbild erhält (WYSS 1994).

Alles in allem scheinen somit bei der Schädelentwicklung der Robben zwei entgegengerichtete Prozesse wirksam zu sein: Akzeleration und Retardation (siehe auch WYSS 1994). Auch wenn beide Mechanismen während der Ontogenese theoretisch gleichzeitig auftreten können, bleibt aus evolutionärer Sicht ein interessanter Aspekt bestehen: der akzelerierten Verlängerung des Rostrums steht als evolutionärer Trend eine retardierte rostrale Verkürzung gegenüber.

Zusammenfassung

Bei sechs nordatlantischen Robbenarten wurden Oberschädel und Mandibeln auf Gebißanomalien untersucht. Unter den 1006 Exemplaren befanden sich 526 Klappmützen (*Cystophora cristata*), 305 Seehunde (*Phoca vitulina*), 73 Sattelrobben (*Phoca groenlandica*), 54 Kegelrobben (*Halichoerus grypus*), 31 Ringelrobben (*Phoca hispida*) und 17 Bartrobben (*Erignathus barbatus*). Die Abweichungen wurden, nach Geschlechtern getrennt, in die folgenden sechs Kategorien eingeteilt: überzählige Zähne, fehlende Zähne, Formvariationen der Zähne, Stellungsanomalien, Positionsanomalien und sonstige, außergewöhnliche Anomalien. Da die Sammlung der Klappmützenexemplare überwiegend aus einzelnen Mandibeln bestand, wurden neben den Abweichungshäufigkeiten pro Individuen auch die Anteile der Anomalien pro Quadranten berechnet. Die Gesamthäufigkeiten (Abweichungen aller Kategorien zusammengenommen) pro Quadranten betrugen:

1,6% (*P. vitulina*), 5,6% (*P. hispida*), 6,6% (*P. groenlandica*), 8,3% (*H. grypus*), 11,8% (*E. barbatus*) und 13,2% (*C. cristata*). Diese bemerkenswerten interspezifischen Schwankungen wurden von unterschiedlichen prozentualen Anteilen in den einzelnen Kategorien begleitet. Hierdurch konnte hinsichtlich Topographie, Typus und Anzahl der betroffenen Zähne für jede Spezies ein charakteristisches, arteigenes Abweichungsmuster festgestellt werden.

Danksagung

Wir danken Dr. C. Smeenk für seine Unterstützung bei der Untersuchung der Pinnipedia-Sammlung des ‚Nationaal Natuurhistorisch Museum' in Leiden. Besonderer Dank gebührt E. J. O. Kompanje, der seine freie Zeit opferte, um die Auswertung der Sammlung des Rotterdammer ‚Natuur Museum' zu ermöglichen.

Literatur

Bateson, W. (1892): On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of homology. Proc. Zool. Soc. Lond. **1892**, 102–115.

Bree, P. J. H. van; Sinkeldam, E. J. (1969): Anomalies in the dentition of the fox, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), from continental western Europe. Bijdr. Dierk. (Amsterdam) **39**, 3–5.

Burns, J. J.; Fay, F. H. (1970): Comparative morphology of the skull of the Ribbon seal, *Histriophoca fasciata*, with remarks on sytematics of Phocidae. J. Zool. (London) **161**, 363–394.

Colyer, F. (1936): Variations and diseases of the teeth of animals. London: John Bale, Sons and Danielsson, Ltd.

Duguy, R.; Robineau, D. (Hrsg.) (1992): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 6: Meeressäuger. Teil II: Robben-Pinnipedia. Wiesbaden: Aula-Verlag.

Jentink, F. A. (1887): Catalogue Ostéologique. Leiden: E. J. Brill.

Keil, A. (1966): Grundzüge der Odontologie. Allgemeine und vergleichende Zahnkunde als Organwissenschaft. Berlin-Nikolassee: Gebr. Borntraeger.

King, J. E. (1991): Seals of the world. 2nd ed. New York, Ithaka: Cornell Univ. Press.

Lönnberg, E. (1922): On some anomalies in the dentition of *Phoca hispida*. Bijdr. Dierk. (Amsterdam) **22**, 169–173.

Loughlin, T. R. (1982): Functional adaptation of eruption sequence of pinniped postcanine teeth. J. Mammalogy **63**, 523–525.

Lüps, P. (1990): Untersuchungen am P1 im Gebiß des europäischen Dachses (*Meles meles*). Z. Säugetierkunde **55**, 16–27.

Mohr, E. (1952): Die Robben der europäischen Gewässer. Frankfurt/Main: Verlag Dr. Paul Schöps.

Neuenschwander, A.; Lüps, P. (1975): Zahnvariationen bei einer Mauswiesel-Population, *Mustela nivalis* Linné, 1766, aus Hessen. Säugetierkundl. Mitt. **23**, 85–93.

Newell, N. D. (1949): Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. Evolution **3**, 103–124.

Ooë, T.; Esaka, S. (1981): Le chevauchement des dents jugales chez les phoques: modalités et évolution postnatale. Mammalia **45**, 497–503.

RIDGEWAY, S. H.; HARRISON, R. J. (eds) (1981): Handbook of marine mammals. Vol. 2 Seals. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press.
SAHLERTZ, I. (1898): Notiz über retardirte Milchzähne. Zool. Anz. **1**, 338–340.
SLAUGHTER, B. H.; PINE, R. H.; PINE, N. E. (1974): Eruption of cheek teeth in Insectivora and Carnivora. J. Mammalogy **55**, 115–125.
SUZUKI, M.; OHTAISHI, N.; NAKANE, F. (1990): Supernumerary postcanine teeth in the Kuril seal (*Phoca vitulina*), the larga seal (*Phoca largha*) and the ribbon seal (*Phoca fasciata*). Jpn. J. Oral Biol. **32**, 323–329.
STEWART, R. E. A.; STEWART, B. E. (1987 a): Mandibular dental anomalies of Northwest Atlantic harp seals, *Phoca groenlandica*. Can. J. Zool. **65**, 769–771.
STEWART, R. E. A.; STEWART, B. E. (1987 b): Dental ontogeny of harp seals, *Phoca groenlandica*. Can. J. Zool. **65**, 1425–1434.
STEWART, R. E. A.; STEWART, B. E. (1989): Fetal growth of Northwest Atlantic harp seals, *Phoca groenlandica*. Can. J. Zool. **67**, 2147–2157.
WOLSAN, M. (1984): The origin of extra teeth in mammals. Acta theriol. **29**, 128–133.
WYSS, A. R. (1994): The evolution of body size in phocids: some ontogenetic and phylogenetic observations. Proc. San Diego Soc. Nat. Hist. **29**, 69–75.

Anschr. der Verf.: STEFAN KÖNEMANN und Dr. PETER J. H. VAN BREE, Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Mauritskade 61, NL-1092 AD Amsterdam, Nederland.